УДК 612.822.5+612.6

МЕХАНИЗМЫ СЕЗОННОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ

Сообщение IV. Внешние факторы цикличности размножения

Б. Г. Новиков

(Киевский государственный университет)

В предыдущих сообщениях (Новиков, Руднева, 1974, 1974а) отмечалось, что гипоталамо-гипофизарный комплекс играет ведущую роль в системе внутренних механизмов регуляции размножения птиц и других позвоночных. Вместе с тем процессу размножения животных свойственна строгая приуроченность к меняющимся по сезонам года условиям внешней среды, что позволяет животным выращивать потомство в наиболее благоприятное время года. Уже давно было замечено, что в контроле цикличности размножения принимают участие регулярно меняющиеся по сезонам года условия внешней среды, которые в процессе эволюции приобрели значение своеобразного сигнала к активации центрального гипоталамо-гипофизарного механизма размножения. На основе такого взаимодействия внешних и внутренних факторов в процессе эволюции возникали разнообразные формы адаптации биологии размножения животных к условиям внешней среды.

Из внешних факторов в регуляции размножения животных, особенно обитающих в умеренных широтах, ведущую роль играет фотопериодизм. Исследования фотопериодической регуляции размножения у птиц были начаты еще в 30-х годах, и с того времени накопился обширный фактический материал о характере зависимости размножения у различных видов птиц от фотопериодизма и механизмах его действия на половую систему. По этим вопросам были опубликованы обзоры в отечественной литературе (Светозаров, Штрайх, 1940, 1941; Эмме, 1961), проведены международные симпозиумы (США, 1957) и семинары (Франция, 1967). Исследования фотопериодической регуляции размножения, роста и развития доставили ценные данные для эволюционной теории, экологии, а также для обоснования более эффективных методов разведения сельскохозяйственных и промысловых животных. В связи с экологическими особенностями птиц характер зависимости их размножения от условий светового режима подвержен значительным видовым изменениям. В средних и северных широтах у большинства птиц цикл размножения приурочен к длинному световому дню, и под его воздействием активация гонад может быть вызвана в необычное время года. Оптимальный для развития гонад световой день составляет для скворцов (*Sturnus vulgaris*) 13,5, для индеек и кур 13, для различных пород гусей 13—14, для уток 16 часов. На длинном световом дне активация сперматогенеза у селезней начинается уже на 2—4-й день. Полное развитие гонад при оптимальных условиях светового режима у различных видов птиц наступает на 25—43-й день. У гомозиготного пола гонады проявляют более высокую чувствительность к свету и у самок яичник слабее реагирует на свет.

Открытие фотопериодической реакции гонад поставило вопрос о значении интенсивности освещения и длины световой волны. Установле-

но, что большое значение имеет продолжительность светового дня, а не интенсивность света. У скворцов, например, полное развитие гонад наступает при освещении птиц электролампой 22—45 вт. В экспериментах по действию монохроматического света на самцах скворцов, уток и других птиц было выяснено, что наибольшим гонадостимулирующим действием обладают желтые, красные и оранжевые лучи с длиной волны 647—707 mμ (Benoit, 1970; Hollwich, 1967). При контактном же облучении гипоталамуса с помощью кварцевой трубочки стимуляция гонад достигается световыми лучами длиной волны от 435 до 770 mμ.

Наблюдаются и видовые различия в чувствительности гонад к световым лучам с различной длиной волны. Зеленый свет, например, стимулирует развитие гонад у зяблика (*Fringilla coelebs*) и не оказывает влияния на семенники воробьев (Schildmacher, 1963). Высказывается также мнение, что действие света на эндокринную систему зависит преимущественно от квантового содержания потока (Vriend, Lauber, 1973).

Если половой цикл у птиц в средних широтах стимулируется длинным световым днем, в таком случае возникает вопрос о характере их размножения при круглогодичном содержании в оптимальных условиях освещения. У пекинских уток при содержании с 10—15-дневного возраста в течение 5 лет на непрерывном 16-часовом световом дне ускоряется половое созревание, утрачивается приуроченность циклов размножения и линек к определенному сезону и откладывание яиц с различной интенсивностью продолжается круглый год, вследствие чего резко повышается общая продуктивность птиц (Новиков, 1955). При таком режиме не только ускоряется половое созревание, но изменяется и сам характер размножения. У каждой птицы в течение года возникают более двух циклов яйцекладки и смены покровов с перерывом в 60—70 дней. На длинном световом дне у уток обнаруживаются значительные индивидуальные вариации в сроках полового созревания и вследствие этого яйценоскость во всем стаде не прерывается на протяжении года. В природной обстановке сходный характер размножения наблюдается, например, у экваториальных форм чаек. Под воздействием непрерывного 13—14-часового светового дня у различных пород гусей в течение года возникает два полноценных цикла размножения и яйценоскость увеличивается в 2—3 раза (Новиков, 1955).

На различных видах птиц было установлено, что гонадостимулирующий эффект длинного светового дня может быть достигнут при значительно меньшей затрате световой энергии путем применения прерывистого освещения или кратковременного включения света в ночное время. У селезней полное развитие семенников наступает, если в течение 15 часов чередовать 3,5-минутное освещение с 5-минутным затемнением (Benoit, 1957). У вьюрка (сем. Fringillidae) полное развитие семенника наступает при непрерывном 18-часовом дне и прерывистом 10-часовом освещении, если через равные промежутки времени свет включался на 60 мин. На яйценоскость кур одинаковое действие оказывает 14-часовой день и 12-кратное в течение суток включение света на 7,5 мин. М. Е. Лобашов и В. Б. Савватеев (1959) пришли к заключению, что чередование 8-часового освещения с 4-часовым затемнением ускоряет процессы развития и значительно повышает яйценоскость кур. Однако результаты этих авторов не подтвердились исследованиями на курах, утках и воробьях (Новиков и др., 1956).

Условия светового режима оказывают влияние и на скорость полового созревания. Известно, что у птиц, приступающих к размножению на 1-м году жизни, скорость полового созревания изменяется в зависи-

мости от времени выхода их из яиц. У голубей, достигающих 5—6-месячного возраста весной или летом, значительно ускоряется половое созревание, и с этого возраста гонады у них начинают реагировать на свет (Lofts, Murton, Westwood, 1967). Пекинские утки, вылупившиеся из яиц в ноябре, марте или апреле, при естественном световом режиме начинают откладывать яйца соответственно в 154-, 140-, 279-дневном возрасте. Характерно, что у молодых птиц осенний подъем функциональной активности гонад (абортивный цикл) наступает при такой же продолжительности светового дня, как и весенний цикл размножения.

Зависимость сроков полового созревания от условий светового режима установлена и прямыми экспериментами на различных видах птиц. У пекинских уток и гусей различных пород откладывание яиц начинается на 3,5 месяца раньше при выращивании их соответственно в условиях 16- и 13-часового светового дня (Новиков, 1953). У белых леггорнов уже в 60-дневном возрасте гонады начинают реагировать на свет, а индейки под воздействием длинного светового дня начинают откладывать яйца на 78 дней раньше. Значительное ускорение полового созревания под воздействием измененного светового режима наступает у ткачиковых (Ploceidae) и других птиц (Disney, Lofts, Marshall, 1961; Tanaka, Mather, Wilson, Mc-Ferland, 1965; Follett, Farner, 1966). В нашей лаборатории был установлен двухфазный характер зависимости полового созревания гусей от светового режима. В первый период постэмбрионального развития семенник и яичник у них активируется на коротком 9-часовом световом дне, но полное созревание и овуляция наступает на 13—14-часовом световом дне. Е. А. Светозаров и Г. Г. Штрайх (1940) считали, что гонады приобретают способность реагировать на свет по завершении первой, ростовой, фазы своего постэмбрионального развития. Современные данные позволяют связать возрастные изменения чувствительности половой железы к свету со сроками функционального «созревания» системы гипоталамус — гипофиз — гонады, но механизмы этого явления остаются пока недостаточно изученными.

При выяснении характера зависимости репродуктивного цикла от фотопериодизма интерес представляют эксперименты по действию темноты или короткого фотопериода на гонады птиц, предварительно активированные длинным световым днем. При переводе птиц с длинного светового дня на короткий или в полную темноту степень регрессивного изменения половой железы зависит от ее состояния к началу опыта. У размножающихся японских перепелов (*Coturnix coturnix japonica*), голубей, скворцов и уток при переводе их в темноту или на короткий световой день половой цикл обрывается и откладывание яиц прекращается (Wilson, 1962; Follett, Farner, 1966). У воробьев и зеленушек (*Chloris* sp.) характер реакции семенников при полном затемнении зависит от их состояния к началу эксперимента. Если птицы подвергались воздействию темноты в период расцвета половой функции, то семенники незначительно уменьшаются в весе. При содержании в темноте птиц в период полового покоя, сразу же по окончании фоторефрактерного периода, их семенники все же медленно развиваются (Ferrand, 1966). У овсянки *Zonotrichia capensis* под воздействием короткого светового дня вначале наступает регрессия семенников, которая затем сменяется частичной их реактивацией до стадии образования сперматоцитов I порядка (Epple, Orians, Farner, Lewis, 1972). У волнистых попугайчиков семенники могут развиваться даже в темноте, и птицы в этих условиях не прекращают размножения (Tienhoven, Sutherland, Saatman, 1966). Сходные результаты были получены в экспериментах на отдельных моноциклических млекопитающих.

Приведенные данные убедительно доказывают наличие у птиц эндогенного годичного ритма развития гонад. Он может перекрывать действие короткого светового дня и даже постоянной темноты. Сравнительные исследования вместе с тем показывают, что степень проявления этого внутреннего годичного ритма в отсутствии оптимальных условий освещения подвержена значительным видовым изменениям. У черноголовой мунии (*Munia munia mallaca*) размножение адаптировано к короткому световому дню (Thapliyal, Saxena, 1964) и длинный фотопериод задерживает у них развитие гонад.

У большинства видов моноэстральных животных при длительном содержании в оптимальных для размножения условиях светового режима активированные гонады через строго определенный промежуток времени автоматически переходят в состояние относительного покоя и не отвечают на воздействие света. Продолжительность этого состояния фоторефрактерности подвержена значительным видовым и индивидуальным изменениям (Farner, 1964; Wilson, Siopes, 1967). Фоторефрактерность носит ярко выраженный приспособительный к условиям внешней среды характер и ее продолжительность тесно связана с экологическими особенностями вида. В средних широтах многие животные выходят из состояния фоторефрактерности еще в конце лета или осенью в период короткого светового дня задолго до начала размножения. Вследствие этого истинная фоторефрактерность распространяется не на весь период относительного физиологического покоя гонад, а только на тот его отрезок времени, в течение которого они не отвечают на стимулирующее действие света. Готовность гонад к переходу в прогрессивную фазу приобретается, следовательно, раньше, чем в природной обстановке возникают для этого благоприятные условия освещения. Фоторефрактерный период у некоторых воробьиных из рода юнко (*Junco* Wagl.) продолжается до 4 месяцев, а у гусей он заканчивается в течение 60 дней (Новиков, 1953). У многих ткачиковых, обитающих в тропиках, этот период вообще выпадает (Thapliyal, Saxena, 1964). У овсянки *Zonotrichia capensis* в отличие от родственных видов, обитающих в средних широтах, отсутствует механизм сезонного ингибирования половой функции (Miller, 1965). Точно такие же различия наблюдаются и у близких видов, обитающих в одних и тех же широтах. Так, у вяхиря (*Columba palumbus*) в отличие от горлицы обыкновенной (*Streptopelia turtur*) гонады сразу же после размножения отвечают на стимулирующее действие 17-часового фотопериода (Lofts, Murton, Westwood, 1967).

У отдельных видов птиц длительность фоторефрактерного периода в известной степени зависит от продлжительности фазы темноты в суточном ритме. У ряда видов при содержании их в условиях длинного светового дня рефрактерный период значительно увеличивается, а в условиях короткого дня сокращается (Kobayashi, Kambara, Kawashima, Farner, 1962; Marshall, 1960). У американского же дрозда рода *Hylocichla* активация гонад под воздействием длинного светового дня наступает только после его пребывания в ноябре — декабре на фотопериоде 9 часов света + 15 часов темноты (Annan, 1963). Соответствующим подбором различных фотопериодов можно искусственно увеличивать количество циклов размножения.

Для выяснения взаимосвязей света и внутренних факторов в регуляции цикличности размножения интерес представляют эксперименты с измененными фотопериодами на протяжении астрономических суток. У японских перепелов (*Coturnix coturnix japonica*) при воспитании с суточного возраста на фотопериоде 12 часов света + 6 часов темноты задерживается половое созревание (Abplanalp, Woodard, Wilson, 1962).

У зеленушки (*Chloris chloris*) пик сперматогенеза наступает при ритме 6 ч.с. + 7 ч.т., 11 ч.с. + 10 ч.т. (Murton, Thearle, Lofts, 1969). У самцов *L. capensis,* которых на протяжении 6 недель содержали на 8-часовом световом дне, чередовавшимся с 8-, 16-, 28-, 40-, 52- и 64-часовым затемнением при последующем содержании от 4 до 8 недель на гонадостимулирующем режиме 16 ч.с. + 8 ч.т., активация семенников наступала только у тех птиц, которые до этого подвергались воздействию фоторитмов с продолжительностью в 24, 48, 72 часа (Turek, 1972). У мексиканского чечевичника (*Carpodacus mexicanus*) стимуляция сперматогенеза с одинаковой скоростью наступает на режимах 6 ч.с. + 30 ч.т.; 6 ч.с. + + 54 ч.т. и 18 ч.с. + 6 ч.т. Ритмы же 6 ч.с. + 18 ч.т.; 6 ч.с. + 42 ч.т. не оказывают влияния на гонады (Hamner, 1966; Hamner, Enright, 1967). При содержании указанных птиц на режиме 6 ч.с. + 6 ч.т.; 6 ч.с. + + 30 ч.т.; 6 ч.с. + 54 ч.т. гонады претерпевали такое же стимулирующее действие, как и на длинном световом дне (18 ч.с. + 6 ч.т.). Сочетания же 6 ч.с. + 42 ч.т. и 6 ч.с. + 62 ч.т. включают те же самые 6 часов освещения, но они не оказывают действия на семенники. Рассмотренные эксперименты показывают, что реакция гонад не зависит от абсолютной продолжительности световой фазы суточного фотопериода, а наступает только тогда, когда освещение совпадает с соответствующей светочувствительной фазой внутреннего 24-часового ритма жизнедеятельности организма. Светочувствительности организма свойственен, следовательно, эндогенный суточный ритм с циркадным характером продолжительности фаз и он играет роль биологических часов, контролирующих функциональную активность гонад. Относительная продолжительность в нем отдельных фаз может быть неодинаковой у различных видов.

Рассмотренные выше данные показывают, что при фотопериодической регуляции размножения у птиц в средних широтах годичные эндогенные и суточные циркадные ритмы сочетаются друг с другом и синхронизируются соответственно с годичным и суточным фотопериодизмом.

В осуществлении процессов размножения принимают участие и другие факторы внешней среды, которые по А. А. Машковцеву (1940) образуют эколого-сексуальный комплекс, характер которого не одинаков у различных птиц. В него включаются брачные игры, синхронизирующие половые циклы у сатца и самки, гнездовой ландшафт, количество особей в колонии и др. (Светозаров, Штрайх, 1941). Условия питания играют роль энергетического фактора и при недокорме может снижаться эффект действия света на систему гипоталамус — гипофиз — гонады. Изменение условий температурного режима в определенных границах существенно не снижает гонадостимулирующего действия света.

В средних широтах, следовательно, ведущим фактором в регуляции функции гонад является свет, а другие виды информации из внешней среды играют подчиненную роль. Вместе с тем удельный вес последних меняется в зависимости от экологических условий и в ряде случаев они могут выполнять роль специфических факторов регуляции функции гонад. Известно, что в тропиках и экваториальной зоне половой цикл синхронизируется с сезонными изменениями условий питания, дождей и засухи. Так, у *Zonotrichia capensis* (овсянка) в Колумбии, в отличие от родственных видов, обитающих в умеренных широтах, половой цикл связан с сезоном дождей (Miller, 1965), а у *Pycnonotus goiavier* (желтобрюхий бюлбюл) в зоне Сингапура размножение приурочено к муссонам (Ward, 1969). В северо-западной Австралии гнездование большинства видов также приурочено к сезону дождей. Причем раньше других приступают к размножению нектаро- и насекомоядные, а позже, до самого периода засухи, гнездятся зерноядные. Хищники же размножаются в

сезон засухи. Характерно, что у более специализированных видов сроки размножения короче и более приурочены к определенному времени года (Immelmann, 1967).

Приведенные данные указывают на единство внутреннего гипоталамо-гипофизарного механизма регуляции полового цикла, но его работа в зависимости от экологических условий синхронизируется не только с фотопериодичностью, но и другими условиями внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

Лобашов М. Е., Савватеев В. Б. 1959. Физиология суточного ритма животных.
Машковцев А. А. 1940. Биологическое и физиологическое значение полового диморфизма у позвоночных животных. Журн. общ. биол., т. I, № 1.
Новиков Б. Г. 1953. Половое созревание и яйценоскость водоплавающих птиц при различном световом режиме. Тр. ин-та зоол. АН УССР, т. X.
Новиков Б. Г. 1955. Экспериментальный анализ половых и сезонных различий в реакции гонад птиц на свет. Тр. ин-та зоол. АН УССР, т. XII.
Новиков Б. Г., Мошков Е. А., Абражей А. Н. 1956. О значении различного светового режима в росте и развитии птиц. ДАН СССР, т. 107, № 3.
Новиков Б. Г., Руднева Л. М. 1974. Механизмы сезонной цикличности размножения птиц. Сообщение I. Гипоталамический контроль развития и функции гонад. Вестн. зоол., № 2.
Новиков Б. Г., Руднева Л. М. 1974а. Механизмы сезонной цикличности размножения птиц. Сообщение II. Анализ рефрактерного периода гонад у птиц. Вестн. зоол., № 4.
Светозаров Е. А., Штрайх Г. Г. 1940. Свет и половая периодичность. Усп. совр. биол., т. 12, в. 1.
Светозаров Е. А., Штрайх Г. Г. 1941. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных. Усп. совр. биол., т. 14, в. 1.
Эмме А. М. 1961. Фотопериодическая реакция размножения. Усп. совр. биол., т. 59, в. 2.
Annan O. 1963. Experiments on photoperiodic regulation of the testis cycle in two species of the thrush genus Hylocichla. Auk, t. 80, n. 2.
Abplanalp H., Woodard A. E., Wilson W. 1962. The effects of unnatural day lengths upon maturation and egg production of the Japanese quail Coturnix coturnix japonica. Poultry Sci., t. 41, n. 6.
Benoit J. 1957. Radiations lumineuses et activité sexuelle du Canard. Rev. suisse zool., t. 64, n. 4.
Benoit J. 1970. Etude de l'action des radiations visibles sur la gonadostimulation et de leur pénetration intracranienne chez les oiseaux et les mammiféres. Colloq. int. C.N.R.S., n. 172.
Disney H. G. de S., Lofts B., Marshall A. J. 1961. An experimental study of the internal rhythm of reproduction in the redbilled dioch Quelea quelea by means of photostimulation, with a note on mechanism induced in captivity. Proc. Zool. Soc., London, t. 136, n. 1.
Epple A., Orians G., Farner D., Lewis R. 1972. The photoperiodic testicular response of a tropical finch, Zonotrichia capensis costaricensis. Condor, t. 74, n. 1.
Farner D. 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds. Amer. Scientist., t. 52, n. 1.
Ferrand R. 1966(1967). Effet du séjour à l'obscurité sur le testicule du verdier (Liqurinus chloris L.). C.r. Soc. biol., t. 160, N 8—9.
Follett B. K., Farner D. S. 1966. The effect of the daily photoperiod on gonadal growth, neurohypophysial hormone content, and neurosecretion in the hypothalamohypophysial system of the Japanese Quail (Coturnix coturnix japonica). Gen. and Compar. Endocrinol., t. 7, n. 1.
Hamner W. M. 1966. Photoperiodic control of the annual testicular cycle in the house finch, Carpodacus mexicanus. Gen. and Compar. Endocrinol., t. 7, n. 2.
Hamner W. M., Enright J. T. 1967. Relationships between photoperiodism and circadian rhythms of activity in the house finch. J. Exptl. Biol., t. 46, n. 1.
Hollwich F. 1967. Der Einfluss des Augenlichtes auf Stoffwechselvorgänge. Acta neuroveget., t. 30, n. 1—4.
Immelmann K. 1967. Periodische Vorgänge in der Fortpflanzung tierischer Organismen. Studium gen., t. 20, n. 1.
Kobayashi H., Kambara S., Kawashima S., Farner D. 1962. The effect of photoperiodic stimulation on proteinase activity in the hypothalamo-hypophysial system of the white-crowned sparrow, Zonotrichia leucoprys gambelii. Gen. and Compar, Endocrinol., t. 2, n. 3.

Lofts B., Murton R. K., Westwood N. J. 1967. Intespecific differences in photosensitivity between three closely related species of pigeons. J. Zool., t. 151, n. 1.
Marshall A. J. 1960. Annual periodicity in the migration and reproduction of birds. Cold. Spring. Harbor Sympos. Quantit. Biol., v. 25. New-York.
Murton R. K., Thearle R. Y. P., Lofts B. 1969. The endocrine basis of breeding behaviour in the feral pigeon (Columba livia): I. Effects of exogenous hormones on the pre-incubation behaviour of intact males. Animal Behaviour, t. 17, n. 2.
Miller A. H. 1965. Capacity for photoperiodic response and endogenous factors in the reproductive cycles of an equatorial sparrow, Zonotrichia capensis. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, t. 54, n. 1.
Schildmacher H. 1963. Photoperiodischer Effekt und spectrales Helligkeitsempfinden bei einigen Vogelarten. Biol. Zbl., t. 82, n. 1.
Tanaka K., Mather F. B., Wilson W. O., Mc-Ferland L. 1965. Effect of photoperiods on early growth of gonads and on potency of gonadotropins of the anterior pituitary in coturnix. Poultry Sci., t. 44, n. 3.
Thapliyal J. P., Saxena R. N. 1964. Absence of a refractory period in the Common Weaver Bird. Condor, t. 66, n. 3.
Tienhoven A. Van, Sutherland C., Saatman R. R. 1966. The effect of exposure to darkness on the reproductive and hypothalamohypophysial systems of budgerigars, Melopsittacus undulatus. Gen. and Compar. Endocrinol, t. 6, n. 3.
Turek F. W. 1972. Circadian involvement in termination of the refractory period in two sparrows. Science, t. 178, n. 4065.
Ward P. 1969. The annual cycle of the yellowvented bulbul Pycnonotus goiavier in a humid equatorial environment, J. Zool., t. 157, n. 1.
Wilson W., Wilbor O., Arplanapl H., Arrington L. 1962. Sexual development of Coturnix as affected by changes in photoperiods. Poultry Sci., t. 41, n. 1.
Wilson W., Siopes T. 1967. Conditioned gonadal response of Japanese quail to cyclic photoperiod. Internat. J. Biometeorol., t. 11, n. 3.
Vriend J., Lauber J. 1973. Effects of light intensity, wavelength and quanta on gonads and spleen of the deer mouse. Nature, t. 244, n. 5410.

Поступила 14.VI 1975 г.

MECHANISMS OF BIRDS' REPRODUCTION SEASONAL PERIODICITY

Communication IV. External Factors of Birds' Reproduction Periodicity

B. G. Novikov

(State University, Kiev)

Summary

Data from literature and results of studies in the role of external factors for determination of birds reproduction periodicity are generalized. It is shown that the character of birds' reproduction dependence on environmental conditions is connected with their biological peculiarities and photoperiodism is a leading external factor in regulation of their reproduction.